

# Beiträge zur Kenntnis der Schlauchzellen der Fumariaceen, speziell der Gattung *Dicentra* s. l.

Von

Dr. Rose Kloimwieder

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Mit 29 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 31. Oktober 1929)

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

- I. Überblick über die gegenwärtige systematische Stellung und Gruppierung der Fumariaceen.
- II. Deskriptive Betrachtung der Schlauchzellen nach Form und Lageverhältnissen in den Pflanzenorganen.
- III. Vergleichende Betrachtung der *Dicentra*- und *Dactylicapnos*-Arten auf Grund der morphologischen und anatomischen Verhältnisse.
- IV. Systematische Verwertbarkeit der Schlauchzellen.
- V. Ausblicke auf die eventuelle physiologische Bedeutung der Schlauchzellen.
  - a) Ausgeführte Reaktionen zur Feststellung des Inhaltes der Schlauchzellen.
  - b) Einige Versuche zur Ermittlung der physiologischen Leistung der Schlauchzellen.
    1. Fütterungsversuche.
    2. Versuche über Welken und Wiedererlangen der Turgeszenz.

Zusammenfassung.

## Einleitung.

Wie aus den Arbeiten verschiedener Forscher hervorgeht, lassen sich durch die ganze Reihe der *Rhoeadales* spezifisch histologische Elemente verfolgen, deren Ausgangspunkt nach Heinricher<sup>1</sup> in den milchenden Papaveraceen zu suchen ist. Die Familien der Papaveraceen und Cruciferen wurden von mehreren Seiten wiederholt eingehend untersucht und da die Fumariaceen ihrer systematischen Stellung nach zwischen den erstgenannten Familien zu stehen kommen, so wurde unwillkürlich auch das Interesse für die nähere Untersuchung der Fumariaceen geweckt. Das Interesse wendete sich dabei hauptsächlich den in dieser Familie vorkommenden lang schlauchförmigen Idioblasten zu, die als ein charakteristisches Merkmal der Fumariaceen betrachtet werden können.

Heinricher, der Entdecker der Eiweißschläuche der Cruciferen, weist bereits in dieser seiner Abhandlung,<sup>1</sup> p. 76, auf das Vorkommen morphologisch und phylogenetisch verwandter Elemente in der Familie der Fumariaceen hin und befaßte sich auch später eingehend

---

<sup>1</sup> E. Heinricher, Die Eiweißschläuche der Cruciferen und verwandter Elemente in der Rhoeadinenreihe, p. 77. Mitteilungen des Bot. Institutes zu Graz, I. Bd., 1886.

mit den von ihm als »Schlauchzellen« benannten Idioblasten dieser Familie. Leider ist Heinricher's beabsichtigte eingehende Bearbeitung des Gegenstandes, deren Veröffentlichung er in seiner Kontroverse gegen Zopf<sup>1</sup> in Aussicht stellte, nicht erschienen. Die Berufung an die Universität Innsbruck, wo er ein sehr rückständiges »Botanisches Cabinet«, aus zwei Räumen bestehend, übernahm, hinderten ihn, die Untersuchung fortzusetzen und er hat sie auch später nicht wieder aufgenommen.

Wie ich den Vorarbeiten, bestehend aus Zeichnungen und Notizen, in welche Heinricher mir gütigst eine Einsichtnahme gestattete, entnehme, wurden von Heinricher bereits folgende Spezies untersucht: *Corydalis cava*, *C. rosea*, *C. capnoides* Pers., *C. nobilis*, *C. pallida*, *C. solida*, späterhin noch bei *C. vesicaria*,<sup>2</sup> *Fumaria* off., *Cysticapnos afrikana*, *Dicentra* spect., *D. canadensis*, *Adlumia cirrhosa* und *Hypocoum*. Zopf<sup>3</sup> untersuchte *Corydalis cava*, *C. pumila* Rehb., *C. Halleri* Wildh., *C. lutea* Pers., *C. ochroleuca* Koch, *Adlumia cirrhosa*, *Dicentra* spect., *D. formosa*, *Fumaria* off. und *F. muralis*. Die soeben angeführten, bisher untersuchten Fumariaceenarten bilden im Vergleich zu den zahlreichen Gattungen dieser Familie, über die noch keine anatomische Untersuchung vorliegt, einen sehr kleinen Teil (siehe p. 4).

Es stellte sich erst später heraus, daß Heinricher und Zopf unbewußt gleichzeitig mit der Bearbeitung derselben Frage beschäftigt waren; da jedoch Heinricher seine Aufmerksamkeit mehr den Blattorganen, Zopf hingegen den Wurzel- und Stengelorganen zuwandte, so bieten beide Untersuchungen eine gute Ergänzung und führte der Vergleich der Untersuchungsergebnisse beider Forscher eine die allgemeine Sache sehr fördernde Kontroverse herbei.

Auf Grund seiner Beobachtungen wies Heinricher<sup>4</sup> auf die ganz unzweckmäßige Benennung der Fumariaceen-Idioblasten als »Gerbstoff- und Anthocyanbehälter« hin, wie sie von Zopf gewählt wurde, und schlägt, da der Inhalt der Idioblasten ein Gemisch verschiedener Stoffe darstellt, die neutrale Bezeichnung »Schlauchzellen« vor. Zopf's unzutreffende Bezeichnung der Idioblasten ist darauf zurückzuführen, daß er die Jodjodkaliumreaktion als Gerbstoffreaktion deutete; in Wirklichkeit ist aber Jodjodkalium, wie Gustav Klein betont, eines der besten Reagenzien zum Nachweis der Alkaloide im allgemeinen. Heinricher verwendete zum Nachweis von Gerbstoff Eisenchlorid und Kalilauge und diese zeigten in den seltensten Fällen einen Gerbstoffgehalt in den Schlauchzellen an (eine solche ergaben

<sup>1</sup> E. Heinricher, Nochmals über die Schlauchzellen der Fumariaceen. Berichte der Deutschen Bot. Ges., Jahrg. 1891, Bd. IX, Heft 6.

<sup>2</sup> E. Heinricher, Zwei in histologischer und biologischer Hinsicht bemerkenswerte Früchte von Fumariaceen. Flora, Bd. 118 und 119, Goebel-Festschrift, 1925.

<sup>3</sup> Zopf, Über die Gerbstoff- und Anthocyanbehälter der Fumariaceen. Bibliotheca Botanica, Jahrg. 1886, Heft 2.

<sup>4</sup> E. Heinricher, Vorläufige Mitteilung über die Schlauchzellen der Fumariaceen. Berichte der Deutschen Bot. Ges., Jahrg. 1887, Bd. V, Heft 6.

nur die Idioblasten in den alten Wurzeln von *Corydalis nobilis*). Zopf deutete auch die rotbraunen Fällungen, die er mit Kaliumbichromat erzielte, als Gerbstoffreaktion. Die Kaliumbichromatfällungen sind aber durchaus nicht eindeutig, denn ähnliche Fällungen werden auch durch die Anwesenheit von Alkaloiden hervorgerufen und wird daher dieses Reagenz vielfach zum Nachweis von Alkaloiden empfohlen.

Heinricher war vorsichtiger in der Deutung der Kaliumbichromatfällung, er führte gleichzeitig auch Reaktionen mit Eisenchlorid und Kalilauge aus, deren negative Ergebnisse deutlich zeigten, daß die mit Kaliumbichromat erzielte Fällung nicht durch Gerbstoff hervorgerufen wurde. Hätte Zopf bei seinen chemischen Untersuchungen dieselbe Vorsicht walten lassen, so wäre er gewiß nie zu jener irrigen Bezeichnung der Idioblasten als »Gerbstoffbehälter« gelangt. Auch die Bezeichnung »Anthocyanbehälter« ist unzulässig, da, wie Heinricher schon betonte, Anthocyan durchaus nicht immer als Inhaltsbestandteil der Idioblasten auftritt. So z. B. enthalten die typischen Schlauchzellen der *Dicentra*-Arten niemals Anthocyan und sind deshalb von den reichlich vorkommenden Anthocyanzellen, die Zopf mit den typischen Schlauchzellen zusammenwirft, leicht zu unterscheiden.

Auf die von Heinricher erhobenen Einwände hin nahm nun Zopf eine quantitative und qualitative Inhaltsbestimmung der Idioblasten bei *Corydalis cava* vor, deren Ergebnisse für die Richtigkeit der gemachten Einwände sprachen und nun Zopf veranlaßten, die Idioblasten in seiner zweiten Abhandlung<sup>1</sup> als »Fumariaceenbehälter« zu bezeichnen. Zopf gibt zu, daß die Idioblasten der Fumariaceen keine Gerbstoffbehälter sind und erkennt sie als Alkaloidbehälter, welche bei *Corydalis cava* außer dem Alkaloid, Corydalin noch gefärbte Harzsäuren, wasserlösliche gefärbte Stoffe, Fett und Zucker enthalten.

Neben Heinricher und Zopf hat sich noch Léger mit den Schlauchzellen der Fumariaceen beschäftigt. Léger wirft sie mit den Milchsaftzellen und Milchsafttröhren der Papaveraceen zusammen und bezeichnet den Inhalt schlechthin als Milchsaft, was natürlich nicht zugänglich ist.

Die Untersuchungen des Italieners E. Martel<sup>2</sup> beziehen sich nicht auf die Schlauchzellen der Fumariaceen, beziehungsweise der *Dicentra*-Arten, sondern haben lediglich einen Vergleich der Blüten-diagramme und des Verlaufes der Nervatur der Blütenblätter der *Dicentra*-Blüte mit jener von *Hypecoum* und den Cruciferen zur Folge und sollen deshalb hier nicht weiters besprochen werden. Von den Schlauchzellen, die auch in den Blüten vorkommen, scheint er

<sup>1</sup> W. Zopf, Zur physiologischen Deutung der Fumariaceenbehälter. Berichte der Deutschen Bot. Ges., 1891, IX, p. 115.

<sup>2</sup> E. Martel, Contribuzione all'anatomica della *Dicentra spectabilis* DC. et relazioni che intercedano fra questo genere ed i gruppi affini. Mem. della R. Acad. Scienze Torino, 49, 55—77.

überhaupt keine Kenntnis gehabt zu haben, da sie weder in seinen Zeichnungen angedeutet noch sonst in seiner anatomischen Beschreibung der Blüten irgendwie erwähnt werden.

## I. Überblick über die gegenwärtige systematische Stellung und Gruppierung der Fumariaceen.

In Endlicher (Gen. Plant., p. 854), weiters in Engler und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien (III. Teil, 2. Abt., p. 130) werden die Fumariaceen als eine Unterfamilie der Papaveraceen behandelt. Dieser Auffassung schließen sich noch andere Systematiker an, so z. B. Wettstein (Syst. Botanik, 1924, p. 629), während sie in de Candolle (Syst. II, p. 67 bis 138), ferner von Eichler (Blütendiagr., II. Teil, p. 195, 1878) und von Warming (Syst. Bot., 1890) als eigene Familien beschrieben werden. So urteilt auch J. Hutchinson.<sup>1</sup> Er vertritt die Ansicht, daß die Fumariaceen von den Papaveraceen zu trennen und als eine selbständige Familie aufzustellen seien, da sie fast ebenso nahe Verwandtschaftsbeziehungen zu gewissen Berberidaceengattungen (*Epimedium*,<sup>2</sup> *Aceranthus*, *Bongardia*) aufweisen als zu Papaveraceenarten, wie *Chelidonium* und anderen. Seiner Ansicht nach ist die Verwandtschaft mit den Papaveraceen mehr scheinbar als wirklich und dürften die Fumariaceen nicht direkt aus den Vorfahren der gegenwärtigen Papaveraceen hervorgegangen sein.

In Engler und Prantl werden die Papaveraceen zwischen die *Hypecoideae* und *Fumarioideae* gestellt. Hutchinson erscheint diese Klassifikation unnatürlich und nach einer sorgfältigen Prüfung der Spezies der in Frage stehenden Familien, beziehungsweise Unterfamilien werden die Fumariaceen zu einer eigenen Familie erhoben mit der Unterabteilung in *Hypecoideae* und *Fumarioideae*.

Nach dieser neuesten Gruppierung umfassen die *Hypecoideae* die Gattungen *Chiazospermum*, *Hypecoum* und *Pteridophyllum*, während die Gattungen *Dactylicapnos* (früher mit der Gattung *Dicentra* vereinigt), *Dicentra*, *Corydalis*, *Roborowskia*, *Phacocapnos*, *Cysticapnos*, *Trigonocapnos*, *Rupicapnos*, *Sarcocapnos*, *Ceratocapnos*, *Platycapnos*, *Discocapnos*, *Adlumia*, *Fumaria* und *Fumariola* der Unterfamilie *Fumarioideae* zugezählt werden.

Diese Meinungsverschiedenheiten bei der systematischen Unterteilung in Familien und Unterfamilien, beziehungsweise Sektionen und Triben zeigen hinreichend, daß die verschiedenen Systematiker

<sup>1</sup> J. Hutchinson, The genera of *Fumariaceae* and their distribution. Bulletin of miscellaneous Information, 1921, Nr. 3 (Royal Bot. Gardens, Kew).

<sup>2</sup> Hutchinson führt leider nicht an, worin diese nahen Beziehungen sich äußern. Wie eine anatomische Untersuchung von *Epimedium*, die ich zur Klärung dieser Frage vornahm, ergab, zeigen die anatomischen Verhältnisse von *Epimedium* keine Anklänge an jene der Fumariaceen, soweit diese bis jetzt untersucht worden sind. Auch die für letztere so charakteristischen Schlauchzellen fehlen bei *Epimedium* vollkommen. In morphologischer Beziehung könnte höchstens der mit den Fumariaceen übereinstimmende dimere Blütenbau angeführt werden.

die Einteilung nicht immer nach gleichen Gesichtspunkten treffen. Die Heranziehung der mikroskopisch-anatomischen sowie der mikrochemischen Merkmale bei der natürlichen systematischen Gruppierung der Pflanzen, wie sie bereits von vielen Forschern, namentlich von Radlkofer und Solereder erfolgreich angebahnt wurde, könnte zur Klärung der systematischen Unsicherheiten vieles beitragen.

Heinricher hat in seiner Arbeit über die Eiweißschläuche der Cruciferen den Gedanken aufgeworfen, daß es wünschenswert wäre, die Gattungen einer Tribus, speziell die Arten einer Gattung vergleichend in bezug auf die Eiweißschläuche zu prüfen, um daraus einen Rückschluß auf ihre systematische Verwertbarkeit zu ziehen. Dieser Anregung zufolge unternahm es sein Schüler Schweidler,<sup>1</sup> die Gattung *Arabis* nach diesen Gesichtspunkten zu untersuchen. Nach Schweidler sind die Eiweißzellen der Cruciferen zur Unterscheidung von Arten innerhalb wirklich natürlicher Gattungen unbrauchbar, hingegen kommt ihnen allem Anscheine nach große Bedeutung für die Gliederung der Familie in Unterfamilien oder Triben zu. Er teilt die Cruciferen hinsichtlich der Lokalisation der Eiweißzellen in drei Gruppen ein, welche er als natürliche Unterfamilien anspricht, und zwar:

A. *Exo-Idioblastae*: Cruciferen mit Mesophyllidioblasten.

B. *Endo-Idioblastae*: Cruciferen mit Leitbündelidioblasten.

C. *Hetero-Idioblastae*: Pflanzen mit Mesophyll- und Leitbündelidioblasten.

Mit den Untersuchungen der Fumariaceen beschäftigt, konstatierte Heinricher ein abweichendes Verhalten hinsichtlich Verlauf und Lokalisation der Schlauchzellen bei *Dicentra spectabilis*; sie waren bei dieser Spezies nur knapp unter der Epidermis zu finden. An diese Beobachtung knüpfte Heinricher die Frage, ob diese Eigentümlichkeit allen *Dicentra*-Arten zukomme und sie gegebenenfalls, analog der oben beschriebenen systematischen Verwertung der Eiweißzellen der Cruciferen, als mitbestimmendes Merkmal verwendet werden könnten.

Herr Prof. Heinricher, mein verehrter Lehrer, lenkte meine Aufmerksamkeit auf diese Frage und im folgenden werde ich die Ergebnisse dieser Untersuchung darlegen. Untersucht wurden die Gattungen *Dicentra* und *Dactylicapnos*, von ersterer alle Arten mit Ausnahme zweier, die leider nicht beschafft werden konnten, von letzterer alle.

Die Vollständigkeit des Untersuchungsergebnisses litt insofern, als mit Ausnahme weniger Arten nur Herbarmaterial zur Verfügung war und sich daher die Untersuchung meist auf die Blattorgane beschränken mußte. Jedoch erzielte ich, dank des mir von Prof. Heinricher empfohlenen Präparationsverfahrens, auch mit Herbarmaterial im großen ganzen recht gute Erfolge. Nach diesem Verfahren

<sup>1</sup> J. H. Schweidler, Die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen. Berichte der Deutschen Bot. Ges., 1905, Bd. XXIII, Heft 7.

wird das Herbarmaterial in Wasser leicht aufgekocht, hierauf in Alkohol eingelegt und zur rascheren Entfernung des Chlorophyllfarbstoffes an die Sonne gestellt. In einigen Tagen ist das zu untersuchende Material gewöhnlich soweit gebleicht, daß es weiter behandelt werden kann. Es kommt dann aus dem Alkohol in Wasser, um das Material auszuwaschen, und hierauf zur Aufhellung in Eau de Javelle, wo es je nach den Strukturverhältnissen von einer Stunde bis zu mehreren Tagen belassen werden muß, um eine hinreichende Aufhellung zu erzielen. Das Material wird schließlich noch in leicht angesäuertem Wasser ausgewaschen und ist dann zu mikroskopischen Untersuchungen meist recht gut brauchbar. Nach diesem Verfahren gelang es mir, aus über 30 Jahre altem Herbarmaterial Aufhellungspräparate herzustellen, die in bezug auf Brauchbarkeit, Präparaten, aus frischem Material hergestellt, nicht oder nur wenig nachstehen. Membran- und Holzfärbungen gelingen meist ganz gut, während Inhaltsreaktionen mit Herbarmaterial nicht ausgeführt werden können. Wenig geeignet ist letzteres auch zur Herstellung von Blattquerschnitten, besonders wenn die Blättchen sehr zart sind. Ich benützte deshalb zum Nachweis der Schlauchzellen meist ganze, aufgehellte Blättchen oder Blattstückchen, wie aus den Zeichnungen ersichtlich.

Manche Autoren empfehlen zur Aufhellung von Herbarmaterial Aufkochen in Milchsäure. Wie eine Probe, die ich damit machte, zeigte, steht aber dieses Verfahren jenem von mir angewendeten um vieles nach.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. Heinricher, der aus der Fülle seiner Erfahrung heraus meine Arbeit durch Rat, Winke und Anregungen weitestgehend förderte und unterstützte, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

## II. Deskriptive Betrachtung der Schlauchzellen.

Der Reihenfolge liegt die systematische Gruppierung von J. Hutchinson<sup>1</sup> zugrunde.

Die Schlauchzellen der Gattung *Dicentra*.<sup>2</sup>

### Sektion I. Cucullaria.

Die Pflanzen dieser Sektion sind durch Schaftinfloreszenzen sowie durch das Fehlen eines oberirdischen Stammes charakterisiert.

#### Serie A. Fibrosae

umfaßt *Dicentra peregrina* und *D. pusilla*, beides asiatische Spezies.

<sup>1</sup> Für die Zusendung und Überlassung des für mich schwer zu beschaffenden Separatums von »The genera of *Fumariaceae* and their distribution. Bulletin of miscellaneous Information, 1921, Nr. 3 (Royal Bot. Gardens, Kew)« bin ich H. J. Hutchinson zu besonderem Danke verpflichtet.

<sup>2</sup> Der Benennung »*Dicentra*« Bernh. in Linnaea, VIII (1833), 457, 468, wurde den übrigen Synonymen gegenüber, wie *Capnorchis*, *Bicucullaria*, *Diclytra*, *Eucapnos* u. a., der Vorzug gegeben. Verhandlungen d. Internationalen Bot. Kongresses in Wien, 1905 (Jena, G. Fischer, 1906).

# 1. *Dicentra peregrina* (*Fumaria peregrina*, *Dic. tennifolia*, *Die. lachenaliaeflora*).

Eine kleine, zierliche Pflanze von 15 bis 20 *cm* Höhe, mit unverzweigtem Blütenstand und kleinen nadelförmig zerteilten Blättchen (siehe Fig. 1).<sup>1</sup>

Verbreitungsgebiet: Nordostsibirien (Bergspitzen).

Untersucht wurde nur das Blatt; der Bau ist ausgesprochen isolateral. Die Epidermen weisen beiderseits Spaltöffnungen auf und zeigen keinerlei Unterschiede. Die Blattdicke ist ziemlich bedeutend, eine Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym nicht zu erkennen.

Auf die trockenen Standortverhältnisse weist sowohl der äußere Habitus der Pflanze hin wie auch die anatomischen Strukturverhältnisse, z. B. das Auftreten von Speichertracheiden, die auch bei anderen xerophytischen *Dicentra*-Arten auftreten.

Was die Anordnung der Schlauchzellen im Gewebe betrifft, so treten sie zerstreut im Mesophyll des Blattes auf. Es macht jedoch den Eindruck, als ob sich eine Ansammlung rings um das sehr schwach ausgebildete Gefäßbündel geltend machte (Fig. 3). Die Schlauchzellen durchziehen das Blättchen der ganzen Länge nach, mehr oder minder parallel von der Blattspitze zur Blattbasis verlaufend (Fig. 2).

Die Schlauchzellen von *Dic. peregrina* weichen in bezug auf Form, anatomischen Bau und Verteilung so sehr von dem für die Fumariaceen charakteristischen Typus ab, daß *Dic. peregrina* diesbezüglich nicht nur in der Gattung *Dicentra*, sondern auch unter den übrigen Vertretern der Fumariaceen — soweit diese bis jetzt untersucht worden sind — eine isolierte Stellung einnimmt. Der Querdurchmesser der Schlauchzellen schwankt innerhalb 30 bis 50  $\mu$ , die Schlauchwanddicke mißt 10  $\mu$ .

Abgesehen von *Dic. pusilla* und *Dic. chrysantha*, die leichte Membranverdickungen zeigen, sind die Wände der Schlauchzellen bei den übrigen *Dicentra*-Arten sehr zart und heben sich diesbezüglich nicht von den übrigen Zellen ab.



Fig. 1. *Dicentra peregrina*.

<sup>1</sup> Jene Figuren, welche Blätter und Blüten von *Dicentra*-Arten zur Ansicht bringen, wurden mit Ausnahme von *Dic. formosa* und *Dic. eximia* nach Herbarmaterial gezeichnet, da lebende Exemplare nicht zu beschaffen waren, es jedoch für den Leser von Interesse sein könnte, die auftretenden Abänderungen in Gestalt und Form der *Dicentra*-Blüte und den Blättern verfolgen zu können.

Ein eigenartiges Bild bietet die Flächenansicht mancher Blättchen nach Aufhellung in Eau de Javelle. Die verholzten Schlauchzellen treten durch ihre Größe und zahlreichen Vorkommen, ganz besonders aber durch ihre starke Membranverdickung, verbunden mit starker Lichtbrechung, aus dem Mesophyllgewebe so sehr hervor, daß man

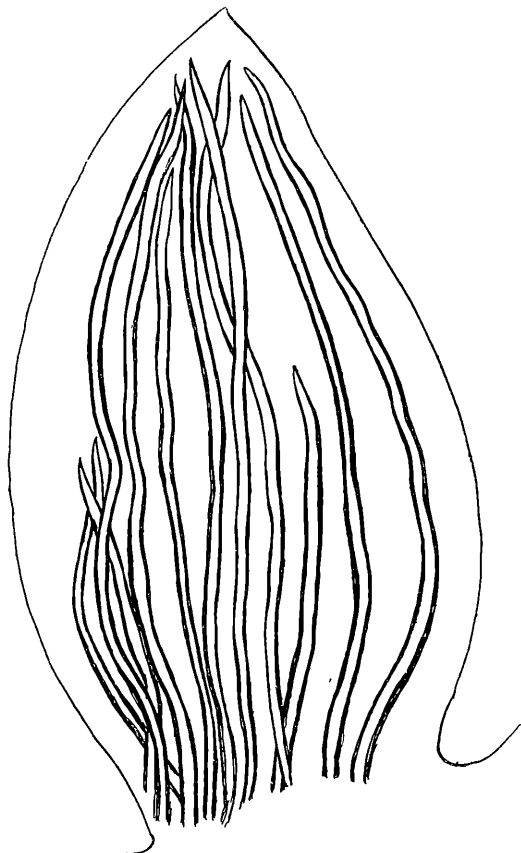


Fig. 2. Aufgehelltes Blättchen von *Dicentra peregrina* mit Verteilung der Schlauchzellen (47·5fache Vergrößerung).

beim ersten Blick in das Mikroskop nur eine Anzahl von Schläuchen zu sehen glaubt (Fig. 2 und 3).

Über die mögliche physiologische Deutung dieser so eigentümlich ausgebildeten Idioblasten werde ich in einem späteren Abschnitt zu sprechen kommen.

## 2. *Dicentra pusilla*.

In Größe und äußerem Habitus erinnert diese Spezies stark an *Dicentra peregrina* (Fig. 1). Eine kleine Abweichung ist in den seitlich verzweigten Infloreszenzen gegeben (Hutchinson).



Diese zierliche und relativ seltene Pflanze kommt in Japan auf Kratern vor.

Untersucht wurde nur das Blatt, welches hinsichtlich der Epidermen isolateralen Bau zeigt (Fig. 4). Die glatten Seitenwände der Epidermiszellen, die zahlreich auftretenden Speichertracheiden (Fig. 5) verbunden mit den übrigen morphologischen Merkmalen deuten wiederum auf trockene Standortverhältnisse hin.

In den angeführten anatomischen und morphologischen Merkmalen zeigt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit *Dicentra*

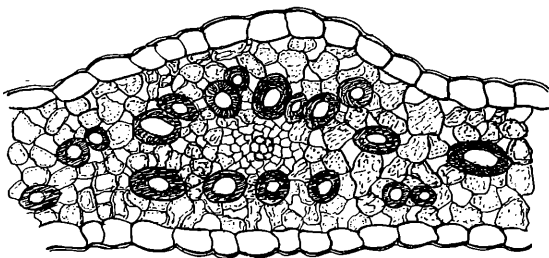


Fig. 3. Blattquerschnitt von *Dicentra peregrina* mit Schlauchzellen.

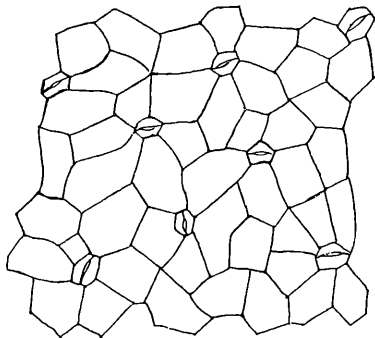


Fig. 4. Epidermis von *Dicentra pusilla* auf beiden Seiten gleich ausgebildet.

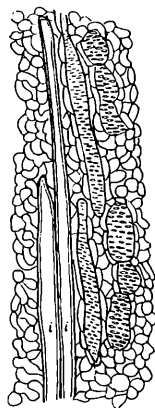


Fig. 5. Schlauchzellen (s) und Speichertracheiden im Blatt von *Dicentra pusilla*.

*peregrina*; um so mehr überrascht das abweichende Verhalten in der Ausbildung der Schlauchzellen. Sie scheinen ganz im Gegensatz zu *Dicentra peregrina* in dieser Pflanze eine sehr geringe Ausbildung zu erfahren. Ich fand sie nur in einigen Blättchen, meist parallel in der Nähe des Mittelnervs verlaufend; es sind langgestreckte, prosenchymatisch zugespitzte Zellen mit etwas verdickter Membran (Fig. 5). Inhalt konnte nicht nachgewiesen werden. Ihr Fehlen in der Mehrzahl der Blättchen sowie ihre schon an mechanische Elemente erinnernde Struktur sprechen dafür, die Schlauchzellen dieser Pflanze als ein sehr reduziertes histologisches Element aufzufassen.

### Serie B. Repentes.

Die Vertreter dieser Serie sind durch ein kriechendes, knöllchen-loses Rhizom charakterisiert.



Fig. 6. *Dicentra formosa*.

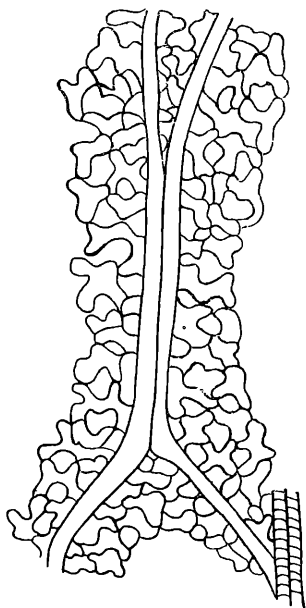


Fig. 8. Aufgehelltes Blattstück von *Dicentra formosa* mit Schlauchzellen.

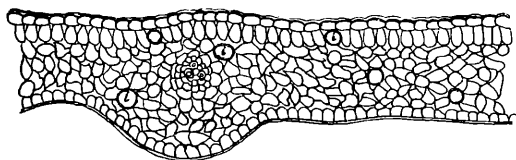


Fig. 7. Blattquerschnitt von *Dicentra formosa* mit Schlauchzellen (i).

### 3. *Dicentra formosa*.<sup>1</sup>

Die Pflanze erreicht eine Höhe von ungefähr 30 bis 40 cm. Die Blätter sind mehrfach gefiedert, fiederspaltig und relativ zart. Die vier Petale sind bis über die Mitte hinauf vollkommen miteinander verwachsen und bleiben, allmählich vertrocknend, bis zur völligen

<sup>1</sup> Ich verdanke ein lebendes Exemplar dieser Pflanze dem Botanischen Garten zu Berlin, ebenso Herbarmaterial auch anderer *Dicentra*-Arten dem freundlichen Entgegenkommen des Berliner botanischen Museums.

Fruchtreife stehen (Fig. 6). Durch dieses Verhalten erinnert *Dic. formosa* an *Adlumia*,<sup>1</sup> der sie nach Irmisch auch in bezug auf ihren Blütenstand näher stehen soll als der Gattung *Dicentra*, wiewohl andere Merkmale wieder zu Gegensätzen führen.

Verbreitungsgebiet: Zentralkalifornien und Britisch-Kolumbia.

Blattbau: Das dorsiventrale Blatt besteht aus einer Lage relativ kurzer Palisadenzellen und aus vier bis fünf Lagen Schwammparenchym. Die Epidermen zeigen beiderseits Zellen mit stark gewellten Seitenwänden; Spaltöffnungen nur auf der Blattunterseite.

Schlauchzellen finden sich ziemlich häufig sowohl im Palisadenparenchym als auch in der Schwammschicht (Fig. 7). In ihrer Form

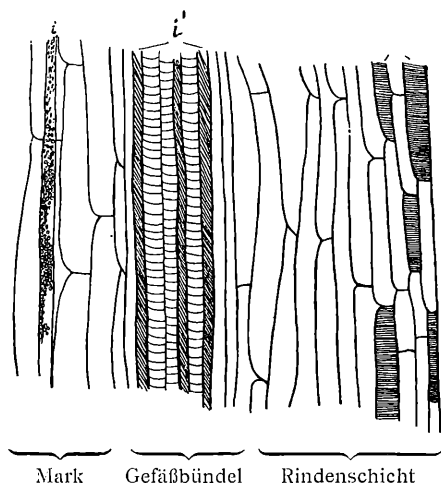


Fig 9. *Dicentra formosa*; Stengeltangentialschnitt.

a = Anthocyanzelle; i = Schlauchzelle, i' erst sichtbar nach Behandlung mit Jodjodkalium.

erinnern sie an die Schlauchzellen von *Dic. spectabilis*. Sie sind von beträchtlicher Länge und lassen sich oft der ganzen Fiederblattlänge nach verfolgen; die Schlauchweite variiert. Streckenweises Nebeneinanderlaufen zweier Schläuche sowie schwache Krümmungen sind nicht selten (Fig. 8).

Blattstiel: Sowohl in den peripheren noch chlorophyllführenden Schichten als auch innerhalb der Gefäßbündel und weniger zahlreich im Mark treten, ähnlich wie bei *Dic. eximia* und *Dic. spectabilis*, anthocyanführende Zellen auf. In Länge und Gestalt sind sie von den angrenzenden Zellen nicht zu unterscheiden, wie man sich leicht durch Entfernung des Farbstoffes überzeugen kann; es erhellt daraus, daß sie mit den typischen Schlauchzellen nichts zu tun haben. Letztere sind im Blattstiel nur spärlich vorhanden, heben sich aber von den übrigen Elementen durch ein viel geringeres Quervolumen

<sup>1</sup> Irmisch, Über einige Fumariaceen, p. 275; Abhandlungen der Naturforschenden Ges. zu Halle, Bd. VI, 1862.

(Fig. 9, *i*), bedeutende Längserstreckung und durch den bräunlich-gelben Inhalt ab. Über die Ergebnisse der ausgeführten Inhaltsreaktionen werde ich an späterer Stelle berichten.

#### 4. *Dicentra eximia*.<sup>1</sup>

Im äußeren Habitus weist diese Spezies viel Ähnlichkeit mit *Dicentra formosa* auf (siehe Fig. 6 und 10). Leichte Abweichungen ergeben sich in den dichasial verzweigten Infloreszenzen und in der Form der Blüte. Die beiden inneren Blumenblätter sind in ihrem

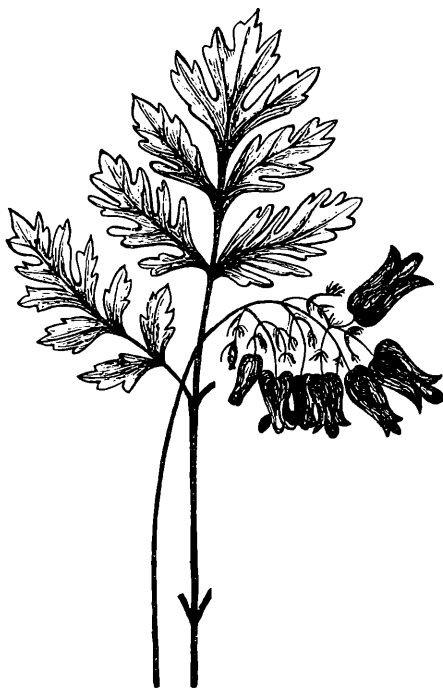


Fig. 10. *Dicentra eximia*.

unteren Teile mit den äußeren Blumenblättern verwachsen. Die Spitzen der letzteren sind im Gegensatz zu *Dic. formosa* ein wenig zurückgekrümmt. Die Kelchblätter bleiben während der ganzen Blütezeit erhalten.

Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich westlich von New York über die Berge von Virginien, Nordkarolina und Tennessee.

Da ein lebendes Exemplar zur Verfügung stand, so wurden, mit Ausnahme der Wurzel, alle Organe untersucht.

Die Epidermen des dorsiventral gebauten Blattes zeigen wesentliche Verschiedenheit in der Gestaltung der Seitenwände

<sup>1</sup> Für die freundliche Zusendung eines lebenden Exemplares bin ich dem Bot. Garten zu München verpflichtet.

der Epidermiszellen; die der Blattoberseite sind fast glatt, jene der Unterseite stark gewellt (Fig. 11 und 12). Letztere zeigen auffallende Größenvariation in der Ausbildung der Epidermiszellen und der Spaltöffnungen (Fig. 11).

Das Diachym besteht aus einer Lage Palisaden- und fünf bis sieben Lagen Schwammparenchym. Die Schlauchzellen finden sich im Mesophyll und treten im Blattquerschnitt durch die Weite ihres Volumens stark aus dem angrenzenden Gewebe hervor (Fig. 13).

In Hinsicht auf diese Volumweite und Mannigfaltigkeit in der gestaltlichen Ausbildung der Schlauchzellen weicht *Dicentra eximia* stark von den übrigen Arten ab. Formen, wie Fig. 15 zur An-

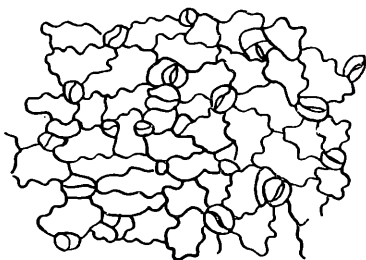


Fig. 11. *Dicentra eximia*, Epidermis der Blattunterseite.

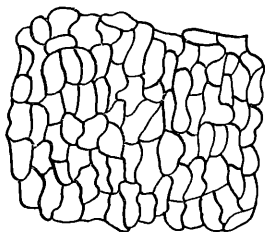


Fig. 12. *Dicentra eximia*, Epidermis der Blattoberseite.

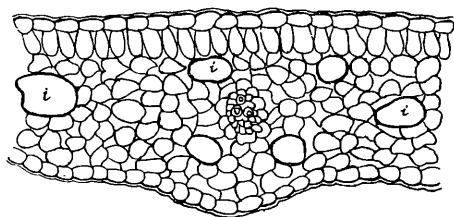


Fig. 13. *Dicentra eximia*, Blattquerschnitt mit Schlauchzellen *i*.

schauung bringt, erinnern an manche Eiweißschläuche der Cruciferen.<sup>1</sup> Bemerkenswert ist auch das überaus zahlreiche Vorkommen der Schlauchzellen in den Laubblättern (Fig. 14), während ihre Zahl in den Kelch- und Blumenblättern eine sehr reduzierte ist.

In den Staubblattfilamenten suchte ich vergeblich nach Schlauchzellen.

Der Blattstiel zeigt im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie *Dic. formosa* (Fig. 9 und 16). Wie dort kommen auch hier im Rinden- und Markgewebe Anthocyanzellen vor; ferner langgestreckte typische Schlauchzellen mit bräunlichem Inhalt und neben diesen, besonders im Siebteil, langgestreckte farblose (Fig. 16, *i'*),

<sup>1</sup> E. Heinricher, Die Eiweißschläuche der Cruciferen  
teilungen des Bot. Instituts zu Graz, Jahrg. 1886.

die erst nach Behandlung mit Jodjodkalium sichtbar werden und die typische dunkelbraune Alkaloidreaktion zeigen.

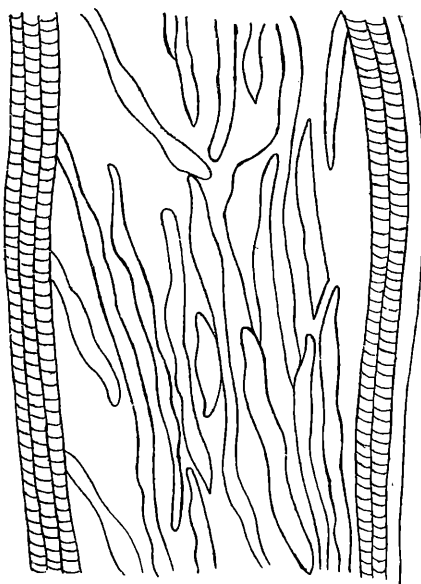


Fig. 14. *Dicentra eximia*; aufgehelltes Blattstück, die Verteilung der Schlauchzellen zeigend (Gefäßbündel schraffiert).

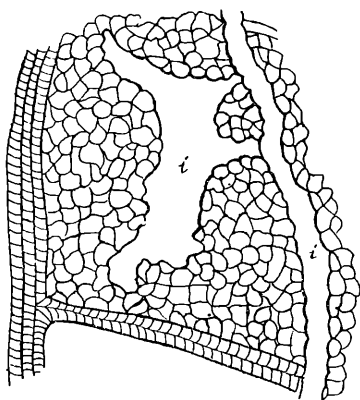


Fig. 15. *Dicentra eximia*. Teil eines Blättchens, eine in der Form stark abweichende Schlauchzelle zeigend.

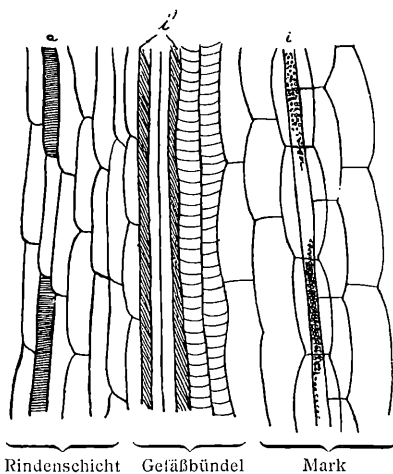


Fig. 16. *Dicentra eximia*, Stengel-tangentialschnitt. *a* = Anthocyanzelle; *i* = Schlauchzelle, *i'* erst sichtbar nach Behandlung mit Jodjodkalium.

### Serie C. Tuberosae.

Diese Serie umfaßt Pflanzen, deren Wurzeln oder Rhizome kleine Knöllchen tragen.

### 5. *Dicentra canadensis*.

Eine Pflanze von 20 bis 30 *cm* Höhe, mit zarten, mehrfach gefiederten Blättern und razemosen Infloreszenzen (Fig. 17). Verbreitungsgebiet: Neuschottland und Pennsylvanien.

Die Untersuchung dieser wie der zwei nächstfolgenden Spezies mußte sich auf die Laubblätter beschränken, da mir nur Herbarmaterial<sup>1</sup> zur Verfügung stand. Das Blatt gehört dem dorsi-



Fig. 17. *Dicentra canadensis*.

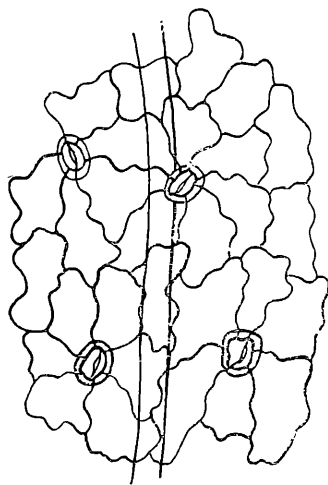


Fig. 18. *Dicentra canadensis* mit subepidermaler Schlauchzelle.

ventralen Typus an und ist von sehr zarter Struktur; das Diachym kann nur wenige Zellagen umfassen.

Die Schlauchzellen sind ganz auf die Unterseite des Blattes beschränkt und verlaufen knapp unter der Epidermis (Fig. 18). Sie lassen sich oft der ganzen Blattlänge nach verfolgen und erinnern in Form, Verlauf und ihrer Anordnung im Gewebe an die Verhältnisse bei *Dic. spectabilis*.

<sup>1</sup> Herr Dr. von Handel-Mazzetti, Kustos des Naturhistorischen Museums (Bot. Abt.), übersandte mir das in Betracht kommende Herbarmaterial zur Ansicht, wonach die Blatt- und Blütenorgane zum Teil gezeichnet worden sind, und überließ mir auch kleine Proben zur anatomischen Untersuchung. Er machte mich auch aufmerksam, daß die *Dactylicapnos*-Arten von J. Hutchinson von der Gattung *Dicentra* abgetrennt und als eigene Gattung aufgestellt worden sind, wofür ich an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte.

### 6. *Dicentra cucullaria*.

Diese Pflanze unterscheidet sich in morphologischer Hinsicht von den vorigen Spezies nur im Bau der Blüte, deren äußere Blumenblätter sehr lang gespornt sind (Fig. 19).

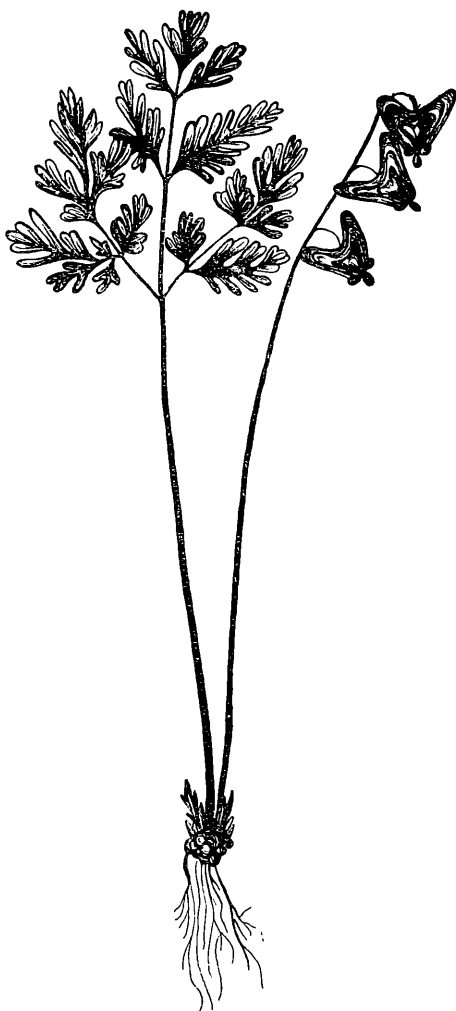


Fig. 19. *Dicentra cucullaria*.

Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Neuschottland über Minnesota, Missouri und Kansas und westlich über Washington nach Oregon.

Das Mesophyll des dorsiventralen Blattes besteht aus vier bis fünf Zellagen. Die Epidermiszellen zeigen beiderseits starke Wellung.

In bezug auf die Schlauchzellen herrscht vollkommene Übereinstimmung mit *Dicentra canadensis* (siehe Fig. 18).



## 7. *Dicentra pauciflora*.

Eine Pflanze mit zarten fiederspaltigen Blättern und einer dreiblütigen Infloreszenz. Die äußeren Petale sind kürzer als die Gesamtblüte und bleiben aufrecht, der untere Teil ist tief ausgesackt (Hutchinson).

Verbreitungsgebiet: Neukalifornien, auf den Berggipfeln in der Nähe der Schneegrenze.

Die anatomischen Verhältnisse des Blattbaues schließen sich jenen von *Dicentra cucullaria* und *Dic. canadensis* an. Ein Unterschied ist insofern gegeben, als auf beiden Seiten des Blattes Spaltöffnungen vorkommen.



Fig. 20.  
*Dicentra chrysantha*.

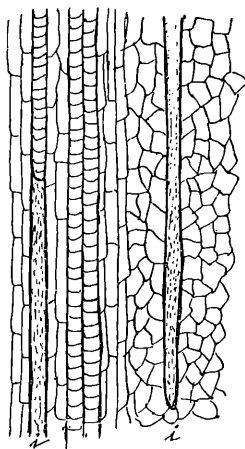


Fig. 21. Schlauchzellenähnliche  
Gebilde im Blattparenchym von  
*Dicentra chrysantha*.

Die Schlauchzellen zeigen auch bei dieser Spezies wie bei *Dic. canadensis* und *Dic. cucullaria* subepidermalen Verlauf.

## Sektion II. Chrysocapnos.

Die Arten dieser Sektion sind reich verzweigte Pflanzen.

### Serie A. Luteiflorae.

Traubig verzweigte Infloreszenzen mit gelben Blüten.

## 8. *Dicentra chrysantha*.

Eine relativ hohe Pflanze mit wechselständigen Seitenzweigen. Die feinen fiederspaltigen, mehrfach zusammengesetzten Blättchen

entspringen nur an der dem Stamm zugekehrten Seite der Zweige. Der Blütenstand ist dichasial verzweigt, die äußeren Blumenblätter der verhältnismäßig kleinen Blüte sind bis zur Mitte verwachsen; ihre Zipfel krümmen sich bis über die Mitte zurück (Fig. 20).

Diese Spezies findet sich nur auf den trockenen Hügeln Kaliforniens.

Die Epidermen des Blattes sind in bezug auf Verteilung der Spaltöffnungen und Ausbildung der Epidermiszellen vollkommen gleich, die Spaltöffnungen der Oberseite sind jedoch etwas versenkt.

Auf die trockenen Standortsverhältnisse weisen neben anderen morphologischen und anatomischen Merkmalen auch die an den Nervenendigungen zahlreich auftretenden Tracheiden hin, die von Heinricher,<sup>1</sup> da sie wasserspeichernde Elemente darstellen, als Speichertracheiden bezeichnet wurden.

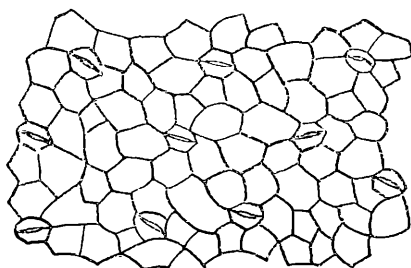


Fig. 22. Blattepidermis von *Dicentra ochroleuca*.  
Ober- und Unterseite gleich.

Nur spärlich habe ich schlauchzellenähnliche Gebilde an und in der Nähe des Hauptnervs gefunden (Fig. 21 i). Die Zellwand dieser Idioblasten ist etwas verdickt. Jedenfalls handelt es sich auch bei dieser Art um mehr oder minder stark abgewandelte Schlauchzellen, die auch bezüglich der Zahl sehr reduziert und ganz an die Verhältnisse bei *Dicentra pusilla* erinnern.

## 9. *Dicentra ochroleuca*.

Über den Habitus dieser Pflanze kann ich mangels an Material nichts Näheres angeben. Die fragmentarische Blattprobe, welche mir für die Untersuchung zur Verfügung stand, zeigte morphologisch und anatomisch die gleichen Verhältnisse, wie ich sie für *Dic. chrysantha* beschrieben habe. Mit letzterer teilt sie auch das Verbreitungsgebiet.

Die glatten Seitenwände (Fig. 22) der Epidermiszellen des in bezug auf Ausbildung der Epidermen isolateralen Blattes, das Auftreten zahlreicher Speichertracheiden weisen auch bei dieser Spezies

<sup>1</sup> Heinricher, Über einige im Laube dikotyler Pflanzen trockenen Standortes auftretende Einrichtungen usw. Bot. Centralblatt, Bd. XXII, 1885.

auf trockenen Standort hin. Schlauchzellen konnte ich keine nachweisen. Dieser negative Befund kann jedoch angesichts der fragmentarischen Beschaffenheit der Blattprobe (Herbarmaterial) nicht als entscheidend betrachtet werden, wiewohl die allem Anschein nach nahe Verwandtschaft mit *Dic. chrysantha*, bei welcher sich bereits ein Ausklingen der idioblastischen Elemente geltend macht, das vollkommene Fehlen der Schlauchzellen in *Dic. ochroleuca* sehr möglich erscheinen läßt.

### Serie B. Speciosae.

Diese Serie umfaßt ostasiatische Arten mit traubigen oder rispig-traubigen Infloreszenzen.

### 10. *Dicentra spectabilis*.<sup>1</sup>

Diese Spezies ist infolge ihres schönen Blütenstandes und ihrer Anspruchslosigkeit als Zierpflanze recht beliebt und daher in den Gartenanlagen (unter den Namen Herzblume, tränendes Herz) häufig anzutreffen. Die Blütenknospe hat die Form eines Herzens. Die an der Basis tief ausgesackten äußeren Blumenkronblätter biegen sich nach dem Öffnen der Blütenknospe in der oberen Hälfte zurück. Das Blatt ist geteilt und fiederspaltig.

Verbreitungsgebiet: China und Japan.

Blattbau: Das Diachym des dorsiventralen Blattes weist zwei Etagen Palisaden- und zwei bis drei Etagen Schwammparenchym auf. Schlauchzellen lassen sich auf beiden Seiten nachweisen, jedoch nur subepidermal. Aneinanderlegen zwei und mehrerer Schläuche wird beobachtet (Fig. 24).

Die kleinen lanzettlichen Kelchblätter sind sehr vergänglich und fallen schon lange vor dem Öffnen der Blütenknospe ab. Sie sind reich an anthocyanführenden Zellen, die in Form von kleinen roten Strichelchen an der Oberfläche auftreten und schon makroskopisch leicht sichtbar sind. Schlauchzellen konnte ich in den

<sup>1</sup> Es ist eine Merkwürdigkeit, daß *Dicentra spectabilis* trotz ihrer Reichblütigkeit nur spärlich Früchte ansetzt und diese fast immer vor der Samenreife abfallen. Schon lange Zeit bevor sich die Blüte öffnet, entlassen die Antheren den reifen Pollen, der auf die große, lappige, zur selben Zeit reifen Narbe gelangt. Selbstbestäubung ist daher unvermeidlich, aber offenbar unwirksam. Auch Fremdbestäubung durch Hummeln wurde beobachtet. Hildebrand (Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. VII, p. 429) führte künstliche Bestäubungsversuche aus, und zwar mit Blüten ein und desselben Stockes und mit solchen verschiedener Gärten. Das Ergebnis war in allen Fällen ein negatives.

Mit der Untersuchung von *Dicentra* beschäftigt, beobachtete ich Stauden verschiedener Gärten bezüglich des Fruchtansatzes und fand nur an einer einzigen Pflanze, die ich selbst im Frühjahr an eine halbschattige, von einer Mauer geschützten Stelle gesetzt hatte, viele wohlausgebildete Kapseln mit reifen Samen. Die durch das Versetzen erzielte vegetative Schwächung dürfte günstig auf die Samenausbildung gewirkt haben.

Irmisch machte bei *Dicentra formosa* die Beobachtung, daß die aus Samen gezogenen Exemplare sehr reichlich fruktifizierten und sich auch durch eine lange Samenkapsel auszeichneten, wogegen die durch wiederholte Teilung älterer Stöcke gewonnenen Pflanzen nur sehr spärlich Frucht ansetzten und oft Jahre hindurch keine reife Kapsel zu finden war.

Kelchblättern nicht nachweisen, wiewohl ich Exemplare verschiedenen Standortes zu diesem Zweck untersuchte. Auch die zum Nachweis der Schlauchzellen ausgeführten Reaktionen ergaben negative Resultate, so daß ihr Fehlen in den Kelchblättern sehr wahrscheinlich ist. Der Mangel an Schlauchzellen dürfte wohl mit der raschen Vergänglichkeit dieser Blattgebilde in Zusammenhang stehen, denn bei *Dic. eximia*, wo die Kelchblätter während der

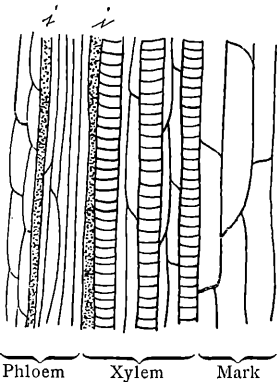


Fig. 23. *Dicentra spectabilis*, Stengeltangentialschnitt. Schlauchzellen *i*, dem Phloem angelagert.

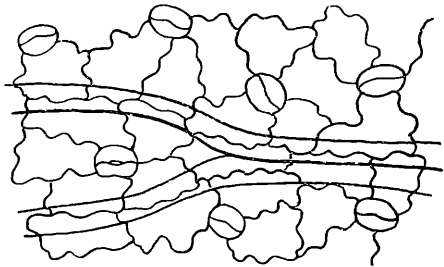


Fig. 24. *Dicentra spectabilis*, aufgehelltes Blattstück mit Schlauchzellen.

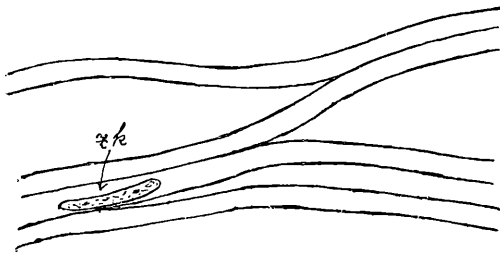


Fig. 25. *Dicentra spectabilis*. Schlauchzelle mit Zellkern (*zk*) nach Prof. Heinricher (220fach vergrößert). Der Zellkern mißt 22  $\mu$ m, das ist  $\frac{1}{10}$  mm natürliche Größe.

ganzen Blütezeit erhalten bleiben, ließen sich doch Schlauchzellen, wenn auch nur vereinzelt, nachweisen.

In den Blumenblättern sind die spärlich vorkommenden Schlauchzellen auf die Unterseite des Blattes beschränkt und verlaufen auch hier subepidermal. In den Staubblattfilamenten suchte ich wie bei *Dic. eximia* vergebens nach Schlauchzellen. Zopf<sup>1</sup> will solche, und zwar in großer Anzahl sowohl in den Blumenblättern als auch in den Staubblättern von *Dicentra formosa*

<sup>1</sup> Zopf, Über die Gerbstoff- und Anthocyanbehälter der *Fumariaceae*. Bibliotheka Botanica, Heft 2, p. 20, Kassel 1886.

gesehen haben. Wie aus seiner Beschreibung deutlich hervorgeht — er spricht von blutroten Gerbstoffschläuchen — sind dies die in allen Organen, aber besonders in den Blütenblättern der *Dicentra*-Arten zahlreich auftretenden Anthocyanzellen, die, wie bereits an anderer Stelle bemerkt, mit den typischen Schlauchzellen der *Dicentra*-Arten nichts zu tun haben. Letztere führen niemals roten Farbstoff, sind meist farblos und kommen in den Blütenblättern, mit Ausnahme der Fruchtblätter, nur ganz vereinzelt vor. Es ist anzunehmen, daß die wirklichen Schlauchzellen von Zopf übersehen worden sind, da er diese gar nicht erwähnt.

In den Fruchtblättern, die im Gegensatz zu den Laubblättern an beiden Seiten Spaltöffnungen tragen, lassen sich auf der Unterseite, subepidermal, Schlauchzellen in großer Anzahl nachweisen; sie durchziehen das Blatt meist der ganzen Länge nach. Wie Fig. 25 zeigt, kommen bei *Dic. spectabilis* Schlauchzellen mit auffallend großen Zellkernen vor.

Die Untersuchung der Stengelorgane ergab in bezug auf Vorkommen der Schlauchzellen gegenüber den Blattorganen ein etwas abweichendes Ergebnis; wohl treten sie auch hier in größerer Zahl subepidermal auf, aber vereinzelt sind sie auch im Rinden- und Markgewebe zu finden. Da sie stets vollkommen farblosen Inhalt führen, so sind sie hier ohne Anwendung von Reagentien schwer zu entdecken, wiewohl sie den Parenchymzellen gegenüber durch geringeren Breitendurchmesser charakterisiert sind (Fig. 23).

### 11. *Dicentra macrantha*.

Eine stattliche Pflanze, ungefähr in der Größe von *Dicentra spectabilis*, mit großen, unpaarig doppelt gefiederten Blättern und grobgesägtem Blattrand. Durch die Blattform weicht *Dicentra macrantha* stark von allen übrigen *Dicentra*-Arten ab (siehe Fig. 26). Die äußeren Blumenblätter sind nicht nach rückwärts umgeschlagen und an der Basis kaum merklich ausgesackt.

Es handelt sich hier um eine sehr selten vorkommende Spezies, die bisher nur in Zentralchina gefunden wurde.

Untersucht wurde das Blatt; es ist von dorsiventralem Bau. Das Schwammparenchym weist eigentümliche, große Interzellularen auf, wie sie bei keiner anderen Spezies angetroffen wurden. Leider war das Herbarmaterial schlecht erhalten, so daß die Blattquerschnitte kein klares Bild ergaben. Nach Schlauchzellen suchte ich jedoch vergeblich, wiewohl ich zwei Proben verschiedener Herkunft untersuchte; die eine wurde mir von Wien, die andere aus Kew zugeschiedt. Eine genaue anatomische Untersuchung eines lebenden Exemplares dieser von allen übrigen *Dicentra*-Arten so sehr abweichenden Spezies wäre sehr erwünscht, um zu sehen, ob nicht etwa eine Lostrennung von der Gattung *Dicentra* in Frage zu ziehen sei.

Was die Schlauchzellen anbetrifft, so ist nach den bisherigen Ergebnissen kaum anzunehmen, daß bei vollkommenem Fehlen derselben in den Laubblättern solche in den übrigen Organen der Pflanze auftreten.

### Gattung *Dactylicapnos*.

Wie bereits im ersten Abschnitt erwähnt, wurden die Arten dieser Gattung (*D. torulosa*, *D. Roylei*, *D. scandens* und *D. Macrocapnos*<sup>1</sup>), die man früher unter die *Dicentra*-Arten reihte, auf Grund morpho-

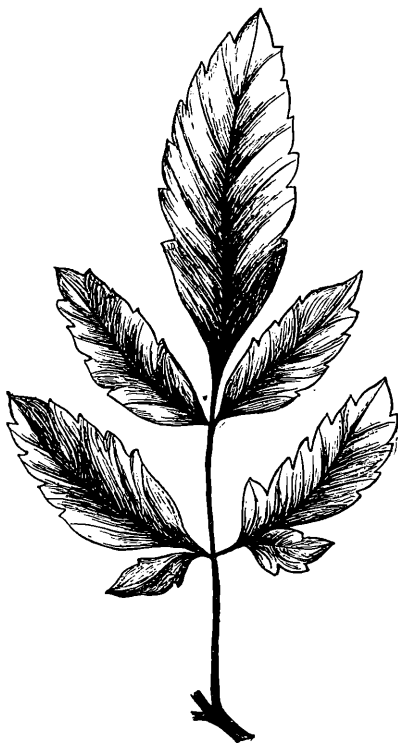


Fig. 26. Fiederblatt von *Dicentra macrantha*.

logischer, diesen vier Spezies allein zukommender Merkmale, von der Gattung *Dicentra* losgelöst und von J. Hutchinson<sup>2</sup> zur eigenen Gattung erhoben.

Den Arten dieser Gattung ist gemeinsam, daß sie mit Blatt-ranken klettern und sich der Blütenstand stets am Stengel gegenüber einem Blatt einstellt (siehe Fig. 27). Die Teilblättchen sind

<sup>1</sup> *Dactylicapnos Macrocapnos* ist synonym mit *Dactylicapnos thalictrifolia* und *Dicentra scandens*

<sup>2</sup> J. Hutchinson, The genera of *Fumariaceae* and their. distribution, Bulletin of miscellaneous Information, 1921, Royal Botanic Gardens, Kew.

ganzrandig und von herzförmiger oder elliptischer Form. Diese Merkmale stehen im Gegensatz zu den nichttrankenden *Dicentra-*

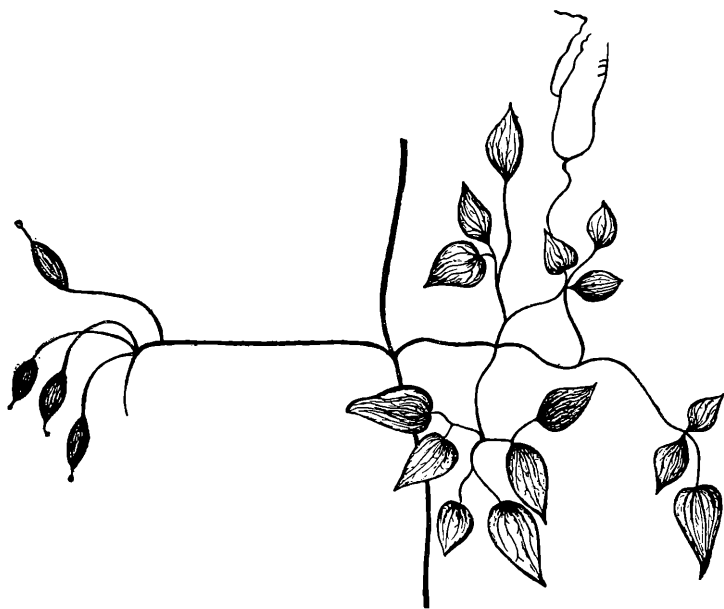


Fig. 27. *Dactylicapnos thalictrifolia* (*Dactylicapnos Macrocapnos*).

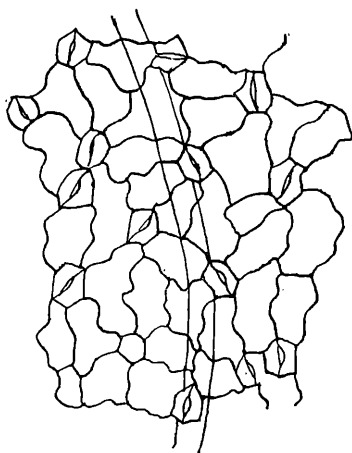


Fig. 28.  
*Dactylicapnos Roylei*, Blattepidermis  
mit Schlauchzelle.

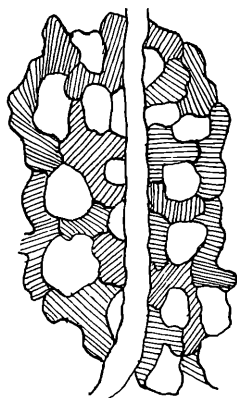


Fig. 29.  
*Dactylicapnos thalictrifolia*,  
Schlauchzelle im Schwamm-  
parenchym des Blattes.

Arten, deren Infloreszenzen entweder axillär oder wurzelständig sind, und zwar auch zusammengesetzte, aber gefiederte oder fieder-spaltige Blätter besitzen.

Beide Gattungen bewohnen getrennte Areale; die *Dactylicapnos*-Arten sind auf den Himalaya beschränkt, während sich die *Dicentra*-Arten über Nordamerika, China und Japan ausbreiten.

Schlauchzellen kommen in den Blättern aller vier *Dactylicapnos*-Arten vor. Bei *Dact. Roylei* und *Dact. torulosa* sind sie auf die Blattunterseite beschränkt und verlaufen knapp unter der Epidermis (Fig. 28); bei *Dact. scandens* und *Dact. Macrocapnos* sind sie im Mesophyll angeordnet (Fig. 29).

### III. Vergleichende Betrachtung der *Dicentra*- und *Dactylicapnos*-Arten auf Grund der morphologischen und anatomischen Verhältnisse.

Wie bereits aus dem deskriptiven Teil hervorgeht, herrscht weitgehende Ähnlichkeit zwischen *Dicentra peregrina* und *Dic. pusilla*, die beide der Serie *Fibrosae* angehören. Diese Ähnlichkeit kommt sowohl im Habitus der beiden Pflanzen als auch in anatomischen Merkmalen, wie Ausbildung der Epidermen, geringe Anzahl der Spaltöffnungen und im Auftreten von Speichertracheiden zum Ausdruck.

Beide Spezies sind auf Ostasien beschränkt und diese weitgehende morphologisch-anatomische Übereinstimmung könnte vielleicht zum Teil Ausdruck engerer Verwandtschaft als auch gleichartiger Standortsverhältnisse sein. Jedoch im merkwürdigen Gegensatz steht die Ausbildung der Schlauchzellen beider Arten; denn während sie bei *Dicentra peregrina* infolge ihres häufigen Vorkommens, ihrer Größe und auffallend dicken, stark lichtbrechenden Membran aus dem Gewebe stark hervortreten, sind sie bei *Dic. pusilla* in Zahl und Ausbildung sehr reduziert (vgl. die Ausführungen p. 8 und 9).

Wie soll dieses sonderbare, abweichende Verhalten der Schlauchzellen bei zwei anscheinend sonst so nahestehenden Arten gedeutet werden? Angesichts der auffallend schwach ausgebildeten Gefäßbündel einerseits (nur mit Mühe gelang es mir, dieselben aufzufinden) und der Hypertrophie in der Entwicklung der Schlauchzellen andererseits, drängt sich mir die Frage auf, ob nicht diese beiden Eigentümlichkeiten in irgendeinem näheren Zusammenhang stehen. Die Schlauchzellen sind stark verholzt und es dürften ihnen ganz besonders mechanische Funktionen zukommen.

Ich bedaure lebhaft, kein lebendes Exemplar von *Dic. peregrina* zur Verfügung gehabt zu haben, um durch Reaktionsversuche etwas über die Natur des Inhalts in Erfahrung zu bringen; denn nach mehrtägigem Liegen in Eau de Javelle war in den Schlauchzellen noch teilweise krümeliger Inhalt vorhanden. Jedenfalls handelt es sich hier um Bestandteile, die in Eau de Javelle unlöslich sind. Einen Fall der Baustoffspeicherung darin zu sehen, hat insofern seine Bedenken, als die verholzten Schlauchzellenmembranen keine Tüpfelung aufweisen; es fehlt auch sonst der engere Kontakt



mit dem angrenzenden Gewebe, wie dies bei anderen *Dicentra*-Arten beobachtet werden kann, z. B. durch kleine Aussackungen oder enges Anschmiegen (siehe Fig. 2 und 3). Ein Hindurchdiffundieren der Stoffe ist wohl nicht ausgeschlossen, doch angesichts dieser dicken, stark verholzten Schlauchzellen kaum von Bedeutung, so daß der in den Idioblasten eingeschlossene Inhalt für den Stoffwechsel der Pflanze nicht mehr in Betracht kommen dürfte. Auf diese Fragen näher einzugehen, gestattete mir das Herbarmaterial nicht, da sich brauchbare und eindeutige Inhaltsreaktionen nur an lebendem Material ausführen ließen. Der Mangel eines lebenden Exemplares von dieser Spezies ist um so bedauerlicher, da die Untersuchung der übrigen Pflanzenorgane gewiß noch manches Interessante ergeben und zur Klärung obiger Fragen vielleicht beigetragen hätte.

Die Vertreter der nächstfolgenden Serie *Repentes*, mit den zwei Arten *Dicentra formosa* und *Dic. eximia*, haben mit den vorhergehenden Spezies nur die der ganzen Sektion zukommenden Merkmale (Pflanzen ohne oberirdischen Stamm, Infloreszenzen an einem Schaft) und die Verteilung der Schlauchzellen im Mesophyll gemeinsam.

Was diese beiden Pflanzen selbst betrifft, so weist ihr äußerer Habitus, bis auf geringfügige Abweichungen in der Ausbildung der Blüten, große Übereinstimmung auf (Fig. 6 und 10), welche auch in der gleichartigen Verteilung der Schlauchzellen zum Ausdruck kommt.

Große Unterschiede ergeben sich in den Formenverhältnissen der Idioblasten. Die zartwandigen, langgestreckten, mehr oder minder geradlinigen Schlauchzellen von *Dicentra formosa* repräsentieren jene Form, wie sie für einen großen Teil der *Dicentra*-Arten (*Dic. cucullaria*, *Dic. canadensis*, *Dic. pauciflora*, *Dic. spectabilis*) typisch ist (Fig. 18 und 24).

Die Schlauchzellen von *Dic. eximia* stellen in bezug auf Formenvariation einen eigenen Typus dar, der nur auf diese Spezies beschränkt ist; neben langgestreckten Elementen von geringem Querdurchmesser finden sich solche, die besonders durch geringe Längserstreckung und großen Breitendurchmesser auffallen (Fig. 14 und 15). Die Wandungen der kurzen Schlauchzellen stehen durch kleine Ausbuchtungen oder Aussackungen im innigen Kontakt mit den angrenzenden Mesophyllzellen (Fig. 15), wie sie auch von Heinricher<sup>1</sup> des öfteren zwischen Eiweißschläuchen und Mesophyllzellen bei den Cruciferen beobachtet worden sind, während die Schlauchzellen der übrigen *Dicentra*-Arten diese Aussackungen nicht aufweisen und den angrenzenden Zellen glatt angelagert sind.

Der eben erwähnte Kontakt der Schlauchzellen mit den angrenzenden Mesophyllzellen und ihr auffallend reiches Vorkommen (siehe Fig. 14) lassen vermuten, daß sie mit dem Stoffwechsel der Pflanze in enger Beziehung stehen. Nicht selten wird auch ein

---

<sup>1</sup> Heinricher: Die Eiweißschläuche der Cruciferen, p. 60, Mitteilungen des Bot. Instituts zu Graz, 1886.

Anschließen der Schlauchzellen an die Leitungsbahnen beobachtet; es wäre möglich, daß sie an der Wasserspeicherung, respektive Wasserleitung teilhaben. Das Ergebnis des mit dieser Pflanze ausgeführten Welkungs-, beziehungsweise Restitutionsversuches, den ich an anderer Stelle noch beschreiben werde, spricht zu gunsten dieser Annahme.

### Serie C. Tuberosae.

Von dieser Serie wurden untersucht *Dicentra canadensis*, *Dic. cucullaria* und *Dic. pauciflora*, während von *Dic. occidentalis* und *Dic. uniflora* kein Untersuchungsmaterial aufzubringen war. Der Vergleich beschränkt sich daher auf die drei erstgenannten Spezies.

Irmisch<sup>1</sup> hebt die morphologische Gleichheit hervor, die zwischen *Dicentra canadensis* und *Dicentra cucullaria* zu beobachten sei, und wenn es angängig ist, von der morphologischen und anatomischen Beschaffenheit des Laubblattes einen Rückschluß auf die Pflanze zu ziehen, so weist *Dicentra pauciflora* einen ähnlichen Bau auf.

In auffallender Weise wird der innige Zusammenhang dieser Spezies in ihrem anatomischen Bau dokumentiert. Diese vollkommene Übereinstimmung herrscht nicht nur in der Ausbildung der Epidermen und der in die Tiefe versenkten Spaltöffnungen, sondern kommt ganz besonders in Form, Verlauf und Verteilung der Schlauchzellen im Gewebe zum Ausdruck. Bei allen drei Spezies ist das Vorkommen der Schlauchzellen auf die Blattunterseite beschränkt. Ihr Verlauf ist ein streng subepidermaler (Fig. 12); doch als bestimmendes Merkmal speziell für die Serie *Tuberosae* könnte diese Eigentümlichkeit nicht gewertet werden, da subepidermaler Verlauf der Schlauchzellen sowohl in der Serie *Speciosae* bei *Dic. spectabilis* als auch in der Gattung *Dactylicapnos* vorkommt.

### Sektion II. Chrysocapnos.

*Dicentra chrysantha* und *Dic. ochroleuca*, die zusammen die Serie *Luteiflorae* bilden, zeigen morphologisch und anatomisch übereinstimmende Merkmale.

Bezüglich der Schlauchzellen ist zu sagen, daß sie bei *Dicentra chrysantha* im Schwinden begriffen sind und bei *Dic. ochroleuca* überhaupt keine nachgewiesen werden konnten (vgl. p. 17—19). Der vollkommene Mangel an Schlauchzellen trifft auch für *Dicentra macrantha* zu, die wohl derselben Sektion, aber einer anderen Serie zugezählt wird.

*Dicentra spectabilis*, die infolge ihrer subepidermal verlaufenden Schlauchzellen den Anstoß zu dieser Untersuchung gab, wird von Hutchinson ebenfalls in diese Sektion eingereiht und bildet mit

<sup>1</sup> Irmisch, Über einige Fumariaceen, p. 298, Abhandlung der Naturforsch. Ges. in Halle, Bd. VI, 1862.

*Dic. macrantha* die Serie *Speciosae*. Wie bereits aus dem deskriptiven Teil hervorgeht, nimmt *Dic. spectabilis* in bezug auf das reichliche Vorkommen von langgestreckten, zartwandigen Schlauchzellen, die so recht den Fumariaceentypus repräsentieren, in dieser Sektion eine isolierte Stellung ein. Wenn für die übrigen, bisher beschriebenen Arten einer Serie meist eine weitgehende morphologisch-anatomische Übereinstimmung zu gunsten der von J. Hutchinson vorgenommenen systematischen Gruppierung sprach, so trifft dies für *Dic. spectabilis* und *Dic. macrantha* nicht zu, da diese beiden Arten sowohl in morphologischer als auch in anatomischer Hinsicht untereinander so weit abweichen, daß beide nicht in der gleichen Serie untergebracht werden könnten.

Was die Gattung *Dactylicapnos* anbelangt, so bekundet sich wohl eine engere Zusammengehörigkeit der Arten in morphologischer Hinsicht, weniger aber in anatomischer, wie die Ausbildung der Epidermen der Blätter, des Mesophylls und der Verlauf der Schlauchzellen zeigen (Fig. 28, 29).

Eine vergleichende Betrachtung der *Dactylicapnos*-Arten mit jenen der Gattung *Dicentra* ergibt, daß die Lostrennung der ersteren von der Gattung *Dicentra* nur dann zu Recht besteht, wenn bei der systematischen Gruppierung lediglich die morphologischen Merkmale in Betracht gezogen werden. In bezug auf anatomischen Bau, Ausbildung und Vorkommen der Schlauchzellen herrschen die gleichen Verhältnisse wie bei der Mehrzahl der Arten der Gattung *Dicentra*. Vom anatomischen Standpunkt aus wäre daher eine Lostrennung der *Dactylicapnos*-Arten von der Gattung *Dicentra* nicht begründet.

#### IV. Systematische Verwertbarkeit der Schlauchzellen.

Wie aus der systematischen Gruppierung nach Hutchinson ersichtlich, wurde dabei eine Berücksichtigung der anatomischen Merkmale weder angestrebt noch versucht. Eine Probe, wieweit anatomische Charaktere und speziell die für Fumariaceen gewiß charakteristischen Schlauchzellen bei der Einteilung verwertet werden könnten und wie sich diese Gruppierung zu jener, lediglich auf Grund morphologischer Charaktere vorgenommenen stellen würde, wäre nicht ohne Interesse. Spielt ja doch die mitbestimmende Erwägung der anatomischen Merkmale bei den modernen Systematikern keine unbedeutende Rolle.

Wie aus dem vergleichend betrachtenden Teil erhellt, bestehen hinsichtlich Vorkommen, Verteilung und Ausbildung der Schlauchzellen in der Gattung *Dicentra* ganz bedeutende Unterschiede. Die langgestreckten, zartwandigen Schlauchzellen, wie sie für eine größere Zahl von *Dicentra*-Arten und für das Gros der Fumariaceen überhaupt — soweit letztere bis jetzt untersucht worden sind — charakteristisch sind, können als der eigentliche Fumariaceentypus betrachtet werden.

Macht man den Versuch, Form und Lageverhältnisse der Schlauchzellen bei der systematischen Gruppierung der *Dicentra*-Arten mitbestimmend heranzuziehen, so ergibt sich eine nähere Zusammengehörigkeit für die Arten *Dicentra canadensis*, *D. cucullaria*, *D. pauciflora* und *D. spectabilis*, die alle durch zartwandige, langgestreckte, subepidermal verlaufende Schlauchzellen charakterisiert sind und auch in anderen Merkmalen, wie z. B. Ausbildung der Epidermen, eine gewisse Übereinstimmung zeigen. In der weiteren Fassung der Gattung *Dicentra* müßten auch zwei von den *Dactylicapnos*-Arten, nämlich *D. Roylei* und *D. torulosa*, hier angereiht werden, die in bezug auf Form und Anordnung der Schlauchzellen dieselben Merkmale aufweisen (Fig. 28).

Die massigen und verholzten Schlauchzellen der *Dicentra peregrina* (Fig. 2 und 3) stellen einen ausgeprägten Typus für sich dar und sind mindestens als charakteristisches Artmerkmal zu betrachten. Ja, es fragt sich, ob nicht die Schlauchzellen von *Dicentra peregrina*, infolge ihres ausgesprochen mechanischen Charakters (siehe p. 24), wie ein morphologisches Merkmal zu bewerten seien und eine Lostrennung dieser Spezies von der Gattung *Dicentra* auf Grund dieses außerordentlich abweichenden Verhaltens berechtigt erscheine.

Was für *Dicentra peregrina* gesagt wurde, gilt im weiteren Sinn auch für *Dic. eximia*, deren Schlauchzellen ebenfalls von der gewöhnlichen Form so sehr abweichen, daß sie einen eigenen Typus repräsentieren (Fig. 14 und 15).

Auf die Ausgangsstellung der Frage beziehend, welche die eigentliche Veranlassung zur Bearbeitung der *Dicentra*-Arten gab, läßt sich sagen, daß die Schlauchzellen der Gattung *Dicentra* schon infolge ihrer weiten Verbreitung als ein nicht nur für diese Gattung, sondern auch für die Familie, soweit sie bis jetzt untersucht worden ist, charakteristisches histologisches Element aufzufassen sind. Ihre Ausbildung läuft aber nicht immer parallel mit der auf Grund morphologischer Merkmale getroffenen Gruppierung; es kann ihnen deshalb der Wert eines Gattungsmerkmals, in Ermangelung des einheitlichen Charakters (siehe *Dic. peregrina* und *Dic. eximia*) wie auch ihres Fehlens in einigen Arten (*Dic. ochroleuca* und *Dic. macrantha*), beziehungsweise Ausklagens in anderen (*Dic. pusilla* und *Dic. chrysantha*) nach der gegenwärtigen systematischen Einteilung der Gattung *Dicentra* nicht zugesprochen werden. *Dicentra macrantha* tritt sowohl infolge ihrer morphologischen Gestaltung (siehe Fig. 26) als auch ihrer anatomischen Ausbildung so sehr aus der Gattung *Dicentra* heraus, daß ihre Lostrennung von letzterer in Erwägung gezogen werden könnte.

Ein Vergleich mit den Cruciferen spricht für die stammesgeschichtliche Verwandtschaft der Schlauchzellen mit den Eiweißzellen der ersteren. In bezug auf Ausbildung und Vorkommen der Idioblasten bestehen unter den Arten der Cruciferen ganz ähnliche Verhältnisse. Auch in dieser Familie sind die Eiweißschläuche zwar

gewiß sehr charakteristisch, aber auch nicht durchgehends vorhanden; auch weichen die Arten einer Gattung hinsichtlich Zahl und Verteilung der Idioblasten oft weit voneinander ab. Heinricher<sup>1</sup> vergleicht deshalb die Verbreitung der Eiweißschläuche in der Cruciferenfamilie mit einer farbigen Naht in einem dunklen Zeugstück, welche stellenweise durchrissen und unterbrochen, in anderen Partien abgenützt und dem Reißen nahe, in wieder anderen aber gut erhalten und deutlich verfolgbar ist. Dieser treffliche Vergleich ließe sich, was Ausbildung und Vorkommen der Schlauchzellen anbetrifft, auch auf die Gattung *Dicentra* und im weiteren Sinn auf die ganze Familie der Fumariaceen anwenden.

## V. Ausblicke auf die eventuelle physiologische Bedeutung der Schlauchzellen.

### a) Ausgeführte Reaktionen zur Feststellung des Inhaltes der Schlauchzellen.

Die ausgeführten Reaktionen beziehen sich auf die frischen Stengel- und Blattstielorgane von *Dicentra spectabilis*, *D. formosa* und *D. eximia*; von den übrigen *Dicentra*-Arten war nur Herbarmaterial vorhanden, welches sich für Reaktionsversuche, den Inhalt der Schlauchzellen betreffend, nicht eignet.

Die Schlauchzellen der Stengel- und Blattstielorgane sind stets von großer Länge und im Vergleich zu den Nachbarzellen von kleinerem Breitendurchmesser (siehe Fig. 9, 16, 23 i). Jene von *Dicentra spectabilis* führen einen farblosen Inhalt und sind deshalb ohne Anwendung von Reagenzien sehr schwer zu erkennen. Bei *Dicentra eximia* und *D. formosa* heben sich die Schlauchzellen infolge ihres bräunlich-gelben Inhaltes vom angrenzenden Gewebe hinreichend ab, so daß ihr Nachweis auch ohne Reagenzien leicht gelingt.

Die mit frischen Schnitten ausgeführten Reaktionen sprechen für die Anwesenheit von Alkaloiden in den Schlauchzellen. Besonders gute Ergebnisse wurden mit Jodjodkalium erzielt; es traten dabei auch jene Schlauchzellen deutlich hervor, die zufolge ihres farblosen Inhaltes vor der Behandlung nicht entdeckt werden konnten. Jodjodkalium wird von vielen Autoren zum Nachweis von Alkaloiden empfohlen und Gustav Klein,<sup>2</sup> der sich in jüngster Zeit viel mit der Alkaloidforschung befaßt hat, bezeichnet Jodjodkalium als das zuverlässigste Reagenz auf Alkaloide im allgemeinen; auch Errera, Maistran und Clautrieu bezeichnen es nach Czapek als »reactif par excellence« zum Nachweis von Alkaloiden.

<sup>1</sup> E. Heinricher, Die Eiweißschläuche der Cruciferen und verwandter Elemente in der Rhoeadinenreihe, p. 86. Mitteilungen des Bot. Inst. zu Graz, 1886.

<sup>2</sup> Gustav Klein, Der mikroskopische Nachweis der Alkaloide in den Pflanzen. Österr. Bot. Zeitschrift, 1927, Bd. 76, Heft 2.

Soweit die Alkaloide der Fumariaceen bis jetzt erforscht sind, gehören sie, wie jene der Papaveraceen, der *Isochinolin*-Gruppe an. Czapek<sup>1</sup> unterscheidet zwei Gruppen von Fumariaceen-Alkaloiden: die Gruppe der *Corydalis*-Alkaloide und die Gruppe des *Fumarins*. In der Gattung *Dicentra* wird das *Fumarin* als Hauptalkaloid bezeichnet. Die Begleitalkaloide des *Fumarins* sind jedoch bei *Dicentra* noch wenig erforscht. Nach diesen Angaben und nach den positiven Ergebnissen der Alkaloidreaktionen an *Dicentra eximia*, *D. formosa* und *D. spectabilis* kann mit Sicherheit angenommen werden, daß der charakteristische Inhaltsbestandteil der Schlauchzellen ein Gemisch von verschiedenen Alkaloiden ist.

Bei *Dicentra spectabilis* ist noch das Vorkommen eines Chromogens bemerkenswert. Es wird gut ersichtlich, wenn frische, quer durchschnittene Stengelstücke auf weißes Papier angedrückt werden. Die aus den Schlauchzellen austretende, vollkommen farblose Flüssigkeit nimmt bei Luftzutritt, infolge von Oxydationsvorgängen, eine intensiv gelbe Färbung an.

## b) Einige Versuche zur Ermittlung der physiologischen Leistung der Schlauchzellen.

### 1. Fütterungsversuche.

Das Folgende bezieht sich nur auf einige naheliegende Gesichtspunkte; eine ausführliche Behandlung dieser Fragen könnte zur Aufgabe besonderer Untersuchungen gemacht werden, die auf experimentellem Wege nach Tunlichkeit gestützt werden müßten.

Im allgemeinen werden die Alkaloide als Schutzstoffe gegen tierische und pflanzliche Schädlinge aufgefaßt; für diese Annahme spricht einerseits die Giftigkeit der meisten Alkaloide und andererseits ihre meist periphere Anordnung in den Pflanzenorganen.

Den alkaloidführenden Schlauchzellen der Fumariaceen dürfte in biologischer Hinsicht wohl die Bedeutung eines Schutzmittels zukommen, denn äußerst selten werden die Pflanzen dieser Familie von Schnecken oder Insekten befallen, wie man durch Beobachtung der Pflanzen im Freien feststellen kann. Diese Beobachtungen erfahren eine Bestätigung durch Kaltenbach<sup>2</sup>, in dessen umfangreichem Werke Angaben von Tierschädlingen bei den Fumariaceen mit Ausnahme von *Corydalis cava*, an der manchmal eine Raupe gesehen wird (*Doritis mnemosyne*), vollständig fehlen. Auch von pilzlichen Schädlingen haben die Vertreter der Fumariaceen im Vergleich mit anderen Pflanzen verhältnismäßig wenig zu leiden.

In dem unten angeführten Werke<sup>3</sup> werden als Spezialisten der Fumariaceen angegeben: *Accidium Dicentrae*, *Peronospora Cory-*

<sup>1</sup> Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1905, Bd. II, p. 342.

<sup>2</sup> Kaltenbach, Pflanzenfeinde, 1874.

<sup>3</sup> P. Sydow, Index universalis et locupletissimus nominum plantarum hospitem specierumque omnium Fungorum, 1897.

*dalis*, *P. affinis*, *Puccinia Brandegei*, *Urocystis Corydalis*, *Entyloma Corydalis* De By, *Caeoma Fumariae* und *Cladosporium brachorhizum*.

Als Ergänzung zu den im Freien gemachten Beobachtungen führte ich einen Fütterungsversuch mit Schnecken aus. Als Versuchstiere wurden *Limax maximus* (cinereo niger), ein Spezialist, *Arion empiricorum* und *Helix arbustorum*, zwei omnivore Gattungen, herangezogen und der Fütterungsversuch folgenderweise ausgeführt:

Vier Stück der omnivoren *Helix arb.* wurden ausschließlich mit frischem Laub von verschiedenen Fumariaceenarten gefüttert, während andere vier Exemplare von *Helix arb.* vergleichshalber gemischte Kost erhielten, d. h. neben Fumariaceenblättern bekamen sie noch eine Beigabe von Kohl- und Salatblättern. Der Fütterungsversuch beider Gruppen wurde auf zehn Tage ausgedehnt. Die mit gemischten Blättern gefütterten omnivoren Schnecken suchten sich die ihnen besser zusagenden Salat- und Kohlblätter heraus und ließen das Übrige unberührt, was vorauszusehen war; die der zweiten Gruppe, der nur Fumariaceenlaub vorgelegt wurde, rührten die Blätter nicht an, wiewohl sich die Tiere nach Verlauf von zehn Tagen in einem Hungerzustand befinden mußten und *Helix arbustorum* von Stahl zu den omnivoren Schnecken gerechnet wird. Da, wie bekannt, die Alkaloide in Alkohol löslich sind, so laugte ich Blätter mit Alkohol aus und legte das ausgelaugte Fumariaceenlaub, nachdem ich den Alkohol durch wiederholtes Auswaschen in Wasser beseitigt hatte, den ausgehungerten Schnecken vor, die sie nun auch sofort verzehrten.

Ganz analog verlief der Versuch mit *Limax maximus*, während *Arion empiricorum*, eine Omnivore par excellence, nicht nur in kurzer Zeit die vorgelegten Fumariaceenblätter verzehrte, sondern auch andere Pflanzen, wie *Chelidonium*, *Ranunculus sceleratus* (die auch gerne von den Tieren gemieden werden), nicht liegen ließ. Stahl<sup>1</sup> erwähnt, daß speziell *Arion empiricorum* auch Fleischkost nicht verschmäht und diese Tiere bei unpassender Kost übereinander herfallen und sich gegenseitig zu zerfleischen suchen. Auch diese Beobachtung konnte ich machen; eine der vier Schnecken *Arion empiricorum* zeigte eine arge Wunde am Rücken, die ihr nur von ihren miteingesperrten Genossinnen zugefügt werden konnte.

Wenn auch dieser kleine Fütterungsversuch schon infolge der geringen Ausdehnung nicht beweisend und eindeutig ist, so spricht doch das erzielte Ergebnis zusammen mit den in der freien Natur gemachten Beobachtungen für die Annahme, daß die Fumariaceen Stoffe enthalten, die sie vor Tierfraß schützen.

## 2. Versuche über Welken und Wiedererlangen der Turgeszenz.

Als seinerzeit Heinricher mit der Untersuchung der Fumariaceen beschäftigt war, machte er zufällig eine eigenartige

<sup>1</sup> Stahl Ernst, Pflanzen und Schnecken, 1888, p. 15.

Beobachtung; er hatte ganz welke und schlappe Blätter von *Corydalis nobilis* in ein Gefäß mit Wasser gestellt. Die oberen Hälften der Blätter hingen schlaff über den Gefäßrand herab. Kaum war jedoch die Pflanze mit dem Wasser in Berührung gekommen, als die Blätter, wie durch eine Injektiionskraft getrieben, sich aufzurichten begannen. Welcher Faktor hatte nun dieses überraschend plötzliche Turgeszentwerden der welken *Corydalis nobilis* bewirkt? Ist die Annahme nicht naheliegend, daß diese Erscheinung irgendwie in Zusammenhang mit den langgestreckten Schlauchzellen der Fumariaceen stehe? Von meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Heinricher dazu angeregt, ging ich dieser Frage weiter nach und wählte als Versuchspflanzen *Dicentra spectabilis*, *Dic. formosa*, *Dic. eximia* und *Corydalis ochroleuca*<sup>1</sup>; als Vergleichspflanzen dienten mir *Chelidonium majus* und *Ranunculus acer*. Der Versuch wurde im Monat August an einem sonnigen Nachmittag ausgeführt und unter ähnlichen Witterungsverhältnissen zur Kontrolle zweimal wiederholt. Die Resultate waren annähernd die gleichen.

Die abgeschnittenen Blätter von *Dic. formosa* boten schon nach 15 Minuten einen ganz welken Eindruck; die kleinen Fiederblättchen waren zur Gänze eingerollt. Ich versah hierauf die Blattstiele mit einer neuen Schnittfläche und stellte sie ins Wasser. Nach einer Zeitspanne von 20 Minuten waren die Welkungserscheinungen vollkommen behoben und die Blätter hatten ihre ursprüngliche Turgeszenz wieder zurückgewonnen.

Ganz analog verlief der Versuch mit *Corydalis ochroleuca* und *Dicentra spectabilis*, letztere bewahrte an manchen Blatteilchen die Welkungsspuren etwas länger.

*Dicentra eximia* welkte in 20 Minuten, erholte sich aber, ins Wasser gestellt, sehr ungleichmäßig; einige Blattabschnitte waren in 30 Minuten wieder vollkommen frisch, andere erst nach Verlauf von 2 Stunden und einige kleine Blattzipfel blieben dauernd eingerollt. Dieses ungleichmäßige Verhalten der einzelnen Blatteilchen könnte mit der Verteilung oder dem Fehlen, beziehungsweise mit der Form der Schlauchzellen zusammenhängen, denn bei dieser Spezies kommen neben langgestreckten sehr kurze Schlauchzellen vor, die mehr für die Wasserspeicherung als für die Wasserleitung befähigt erscheinen (p. 14, Fig. 15).

Die Vergleichspflanze *Chelidonium majus* zeigte nach 50 Minuten deutliche Welkungsspuren, hierauf ins Wasser gebracht, war erst nach Verlauf von 3 Stunden von einer wiederkehrenden Turgeszenz etwas zu beobachten. *Ranunculus acer* welkte innerhalb 1½ Stunden und ungefähr die gleiche Zeit war notwendig, um die ursprüngliche Frische wieder zurückzugewinnen.

Aus diesem Versuch geht hervor, daß die *Dicentra*-, beziehungsweise *Corydalis*-Arten zur raschen Wasseraufnahme ganz hervorragend befähigt erscheinen. Das rasche Welken ist wohl auf die

<sup>1</sup> *Corydalis nobilis* stand leider nicht zur Verfügung.



zarten, zerteilten Blätter zurückzuführen, die rasche Wasserleitungsfähigkeit findet aber darin keine Erklärung. Es ist wohl in hohem Maße wahrscheinlich, daß diese Eigentümlichkeit in Beziehung mit den Schlauchzellen steht, deren große Längserstreckung sie für die Wasserleitung geeignet erscheinen lassen. Die mit mehreren Fumariaceen ausgeführte Diphenylaminreaktion war positiv und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Nitrate auch als Inhaltsbestandteile der Schlauchzellen auftreten. Ein gewisser Salzreichtum in den letzteren ist schon durch das Vorhandensein von Alkaloiden bedingt, die infolge ihrer basischen Natur die Neigung haben, mit Säuren Salze zu bilden. Diese Annahme findet eine Bestätigung in der Eigentümlichkeit, daß der aus frischen Schnittflächen austretende Saft der Fumariaceenpflanzen beim Verdunsten schöne Salzkryställchen hinterläßt. Diese Salze dürften wohl die osmotisch wirksamen Kräfte darstellen, zufolge deren die Fumariaceen eine so große Absorptionsfähigkeit für Wasser bekunden. Leider sind experimentelle Saugkraftbestimmungen wegen der enormen Längserstreckung der Schlauchzellen nicht oder nur sehr schwer durchführbar, so daß bestimmte Aufschlüsse über diese Frage schwer zu erhalten sind.

Zufolge der mit der Saugkraft verbundenen Turgeszenz stellen die Schlauchzellen gleichsam Aussteifungselemente der Pflanze dar und übernehmen nebenher gewissermaßen auch mechanische Leistungen. Bei *Dicentra peregrina* haben wahrscheinlich extreme Standortverhältnisse bewirkt, daß bei ihr die ganz spezifisch mechanische Funktion zur Ausbildung der vom Fumariaceentypus so abweichenden, dickwandigen, verholzten Schlauchzellen führte (siehe Fig. 2 und 3).

### Zusammenfassung.

Die Schlauchzellen der Gattung *Dicentra* sind sowohl für diese als auch für die Familie der Fumariaceen — soweit letztere untersucht ist — ein charakteristisches histologisches Element. In morphologischer Hinsicht können die langgestreckten, zartwandigen Schlauchzellen als typisch für die Fumariaceen betrachtet werden. In der Gattung *Dicentra*, die speziell Gegenstand umfassender Untersuchung war, herrscht ebenfalls die lang schlauchförmige Ausbildung vor, doch wurden sie bei *Dic. pusilla* und *D. chrysantha* nur ganz vereinzelt vorgefunden und konnten bei *Dicentra macrantha* und *D. ochroleuca* überhaupt nicht nachgewiesen werden.<sup>1</sup> Ganz abweichend sind sie durch ihre dicken und verholzten Wandungen bei *D. peregrina*. An diese reiht sich *D. eximia* insofern an, als bei ihr neben längeren Schlauchzellen kurze von unregelmäßiger Form vorkommen, die besonders durch ihre Breite auffallen.

---

<sup>1</sup> Bei *Dicentra ochroleuca* ist das Fehlen der Schlauchzellen infolge der fragmentarischen Beschaffenheit der Blattprobe, die zur Verfügung stand, nicht ganz sicher.

Die Verteilung und Anordnung der Schlauchzellen im Gewebe ist in der Gattung *Dicentra* keine einheitliche (vgl. Abschnitt II). Im allgemeinen sind die Schlauchzellen besonders zahlreich in den Laub- und Fruchtblättern, weniger häufig in den Blüten sprossen und Blattstielen und nur ganz spärlich in den Blumenblättern vertreten, während sie in den Staubblättern fehlen. In den Blattorganen von *Dicentra spectabilis*, *D. canadensis*, *D. cucullaria*, *D. pauciflora*, *Dactylicapnos Roylei* und *D. torulosa* verlaufen sie subepidermal, bei den übrigen untersuchten Arten sind sie ins Mesophyll verlagert.

Infolge der Verschiedenheit sowohl in Form und Ausbildung der Schlauchzellen als auch ihrer Anordnung im Gewebe können sie nicht als systematisches Gattungsmerkmal für die Gattung *Dicentra* in Frage kommen. Die sehr charakteristischen und nur auf die eine Spezies beschränkten Schlauchzellen von *Dicentra peregrina* (und vielleicht auch die von *D. eximia*) sind mindestens als spezifisches Artmerkmal zu werten. Die Schlauchzellen von *D. peregrina* stellen einen Fall starker Umbildung dar. Ihr zahlreiches Auftreten besonders rings um das sehr schwach ausgebildete Gefäßbündel und die verholzte, dicke Membran der Schlauchzellen lassen auf gesicherte mechanische Leistungen schließen.

Trägt man bei der systematischen Gruppierung den anatomischen Verhältnissen mehr Rechnung, so könnte in Frage gezogen werden, ob die Arten *D. peregrina*, *D. eximia* und *D. macrantha* nicht als eigene Gattungen zu sondern wären.

Der Inhalt der Schlauchzellen wurde in den Stengelorganen von *Dicentra spectabilis*, *D. formosa* und *D. eximia* untersucht, da nur von diesen Arten lebende Exemplare zur Verfügung standen.

Die ausgeführten Inhaltsreaktionen weisen auf die Anwesenheit von Alkaloiden in den Schlauchzellen hin; außerdem treten verschiedene Salze als Inhaltsbestandteile auf.

Das auffallend große Absorptions- und Leitungsvermögen der Fumariaceen für Wasser, wie die ausgeführten Welkungs-, beziehungsweise Restitutionsversuche zeigten, läßt vermuten, daß die Schlauchzellen infolge ihres Salzreichtums besonders osmotisch wirksam sind. Wie die Diphenylaminprobe ergab, sind die Fumariaceen auch ausgesprochene Nitratpflanzen.

In biologischer Hinsicht dürften die Schlauchzellen durch ihren Gehalt an giftigen Alkaloiden als Schutzmittel fungieren, denn wie sowohl die Beobachtungen in der freien Natur als auch der Versuch mit Schnecken, denen Fumariaceen vorgelegt wurden, ergaben, werden die Fumariaceen höchst selten von Insekten, Schnecken und anderen Tieren heimgesucht oder von pilzlichen Schädlingen befallen.